

УДК 597-113.4:597.553.2

МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ В РОСТЕ МУКСУНА *Coregonus tuktsun* р. ОБИ

© 2024 г. А. К. Матковский^{a,*}, Т. А. Красноперова^a

^aТюменский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (“Госрыбцентр”), Тюмень, Россия

*e-mail: a.matkovskiy@gosrc.vniro.ru

Поступила в редакцию 05.10.2022 г.

После доработки 17.05.2024 г.

Принята к публикации 21.05.2024 г.

В многолетнем аспекте (2000–2020 гг.) отмечено снижение темпа роста у особей муксuna р. Оби. Данные изменения происходят на фоне снижения численности популяции, носят противоестественный характер и связаны с многолетним высокоселективным промыслом и потеплением климата. В результате потепления климата ухудшились условия нагула муксuna, а также возросла конкуренция со стороны других более теплолюбивых видов. Продолжительный интенсивный и высокоселективный промысел является основным отрицательным фактором, который привел к изменению размерно-возрастной структуры популяции. В целом изменения идут в сторону тугорослости и дальнейшего снижения репродуктивных и продукционных показателей популяции.

Ключевые слова: муксун, скорость роста, селективность промысла, потепление климата, плотность популяции

DOI: 10.31857/S0320965224060103, **EDN:** WXTQVD

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время численность обского муксuna (*Coregonus tuktsun* Pallas) ежегодно сокращается, несмотря на применяемые меры по восстановлению популяции. Основная причина снижения численности – неискореняемое браконьерство (Матковский, 2019а), поскольку промышленный вылов муксuna запрещен с 2014 г. Наряду с браконьерством серьезными проблемами являются глобальное потепление климата и высоко селективное рыболовство, которое на протяжении многих лет осуществляется плавными сетями в период анадромной миграции муксuna. Несмотря на запрет промышленного вылова муксuna, изъятие его плавными сетями продолжается при промысле других видов. Хорошо известно, что потепление климата отрицательно сказывается на условиях обитания холоднолюбивой ихтиофауны. Однако снижение плотности популяции должно сопровождаться увеличением темпа роста особей (Мина, Клевезаль, 1976), но в случае обского муксuna этого не происходит.

Цель настоящей работы – изучить происходящие многолетние изменения в росте муксuna р. Обь и выяснить обуславливающие их причины.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для изучения роста муксuna использовали фактические измерения длины и массы рыб и результаты обратных расчеслений размеров рыб по измеренным радиусам чешуи (Чугунова, 1959). Перед измерением чешую промывали в растворе амиака. Для измерения использовали окуляр микрометр 8× со шкалой на бинокулярном микроскопе МБС-10 в проходящем свете, при восьмикратном увеличении окуляра и четырехкратном увеличении объектива, объектив f = 90 мм.

Чешуя промерена у 1129 экз. рыб за 2001, 2007, 2010–2020 годы, что позволило получить представление о росте особей во многих поколениях муксuna. Кроме того, для анализа изменений в росте использовали данные в работе (Князев, Крохалевский, 1995).

Для обратных расчеслений использовали зависимость с латеральным радиусом чешуи:

$$l_i = \frac{l r_i^{0.7269}}{r^{0.7269}},$$

где l_i – промысловая длина рыбы в i год жизни, мм; l – промысловая длина рыбы, мм; 0.7269 – угловой коэффициент прямой; r_i – размер радиуса



Рис. 1. Уровень воды в створе Обь-Салехард по данным гидрометслужбы.

чешуи до годового кольца, соответствующего i —тому году, ок. мкм; r — радиус чешуи, ок. мкм.

При определении углового коэффициента размерный ряд рыб был представлен особями промысловой длины 151–557 мм.

При изучении индивидуального массового роста для перехода от длины к массе рыбы применяли уравнение (Тюрин, 1927):

$$W = a \times l^b,$$

где W — масса рыбы, г; a , b — коэффициенты.

Поскольку гидрологические условия оказывали существенное влияние на рост рыб, то зависимости строили с учетом водности года. Коэффициенты уравнения для разных лет водности приведены в табл. 1. При расчете коэффициентов уравнений в качестве маловодных лет использовали данные 2011 и 2012 гг., для средневодных лет — 2010, 2014 и 2020 гг., для многоводных лет — 2015 и 2016 гг. (рис. 1). Возможность применения такого подхода рассмотрена ранее (Матковский, Красноперова, 2022).

Изменения в массовом и линейном росте изучали с учетом существующих рекомендаций и посредством анализа ряда показателей: абсолютных приростов, средних значений массы и удельной скорости роста (Шмальгаузен, 1935; Мина, Клевезаль, 1976; Дгебуадзе, 2001).

Таблица 1. Коэффициенты уравнения роста массы муксунна для разных лет водности

Год	a	b	R^2	n
Маловодный	0.0056	3.2581	0.8957	255
Средневодный	0.0100	3.1104	0.9251	295
Многоводный	0.0081	3.1622	0.8993	285

Примечание. R — коэффициент детерминации; n — число обследованных особей, экз.

Большее внимание уделяли росту массы, поскольку он более чувствителен к переменам в физиологическом состоянии организма рыбы (Мина, Клевезаль, 1976).

Плотность популяции рассчитывали как отношение промысловой численности вида к наибольшей площади затопления поймы нижней низовьев р. Оби (Усачев и др., 2001). Расчет численности проводили по вероятностной когортной модели (Матковский, 2019б). Для удобства отображения результатов рассчитывали индексы плотности как отношение годового значения плотности к максимальному значению этого показателя в анализируемой выборке.

Для сравнительного анализа воздействия селективности промысла на рост рыб использовали данные по сибирской ряпушке (*Coregonus sardinella* Val.) Обской губы за период 1991–2021 гг. и данные по муксуну бассейнов рек Лены и Енисея за разные годы исследований. Численность ряпушки как вида с относительно коротким жизненным циклом определяли методом восстановленного запаса рыб (Матковский, 2001, 2006). По муксуну других бассейнов использовали опубликованные данные (Борисов, 1928; Подлесный, 1958; Дормидонтов (цит. по: Кириллов, 1972); Кириллов, 2002; Бурмистров, Кириллов, 2018), а также результаты сборов Госрыбцентра в Енисейском заливе в 2022–2023 гг. (табл. 2).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Результаты исследований (рис. 2) свидетельствуют, что средняя удельная скорость роста у рыб возраста 3–11 лет в 2010–2020 гг. по сравнению с периодом 2000–2009 гг. снизилась на 24% по линейному и на 14% по массовому росту (с 0.118 ± 0.023 до 0.089 ± 0.020 и с 0.356 ± 0.080 до 0.305 ± 0.077 соответственно). Наиболее выраженное снижение роста зафиксировано у рыб старше 6 лет. В многолетнем ряду значений темп

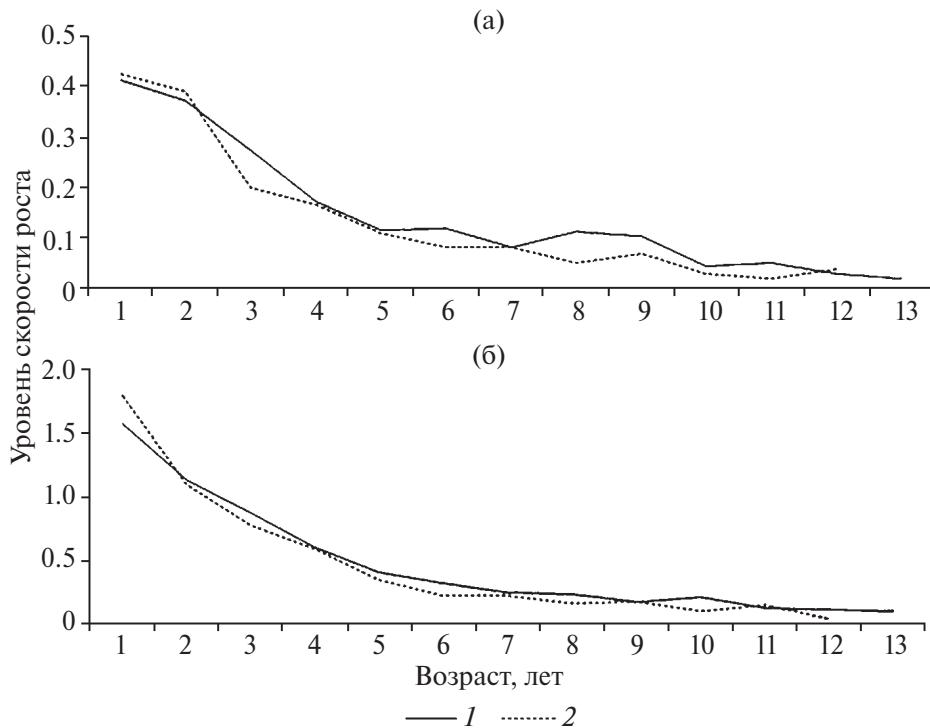


Рис. 2. Удельная скорость линейного (а) и массового (б) роста муксун за 2000–2009 (1) и 2010–2020 годы (2).

Таблица 2. Средняя масса муксун в Енисейском заливе, август 2022 г. и 2023 г.

Возраст	2022 г.		2023 г.	
	W	n	W	n
2+	—	—	74.0	1
3+	120.7	3	—	—
4+	528.0	3	376.0	2
5+	544.8	42	650.8	20
6+	693.4	45	771.0	20
7+	865.5	12	847.3	16
8+	—	—	1087.0	4
9+	—	—	—	—
10+	—	—	—	—
11+	1244.0	1	—	—

Примечание. W – средняя масса рыб, г; n – число обследованных особей, экз.; “–” – данные отсутствуют.

роста снижался в большинстве возрастных групп и это происходило на фоне сокращения численности популяции. Удельная скорость массового роста рыб с диапазоном 750–2500 г в 1960-х годах прошлого столетия по сравнению с периодом 2010–2020 гг. была выше на ~30% – 0.191 ± 0.032 и 0.116 ± 0.023 соответственно (рис. 3). Сравнение этих периодов представляет особый интерес, поскольку в 1960-х годах численность муксун также была сильно сокращена.

Если рассматривать изменения в росте отдельных генераций, то результаты выглядят еще более контрастными (рис. 4). Рыбы 1990–1995 гг.

рождения отстают по темпу роста от генераций 2000–2005 гг. рождения до 10-годовалого возраста. Затем темп роста у генераций 1990–1995 гг. становится более высоким. Отставание в росте у генераций 2010–2015 гг. рождения от поколений 1990–1995 и 2000–2005 гг. начинается в более раннем возрасте – 5+. Снижение плотности популяции, в отличие от 1980-х и 1990-х годов, не приводит к увеличению скорости роста у рыб более старшего возраста, что видно на примере особей муксун возраста 9 лет (рис. 5). Таким образом, в современный период темп роста обского

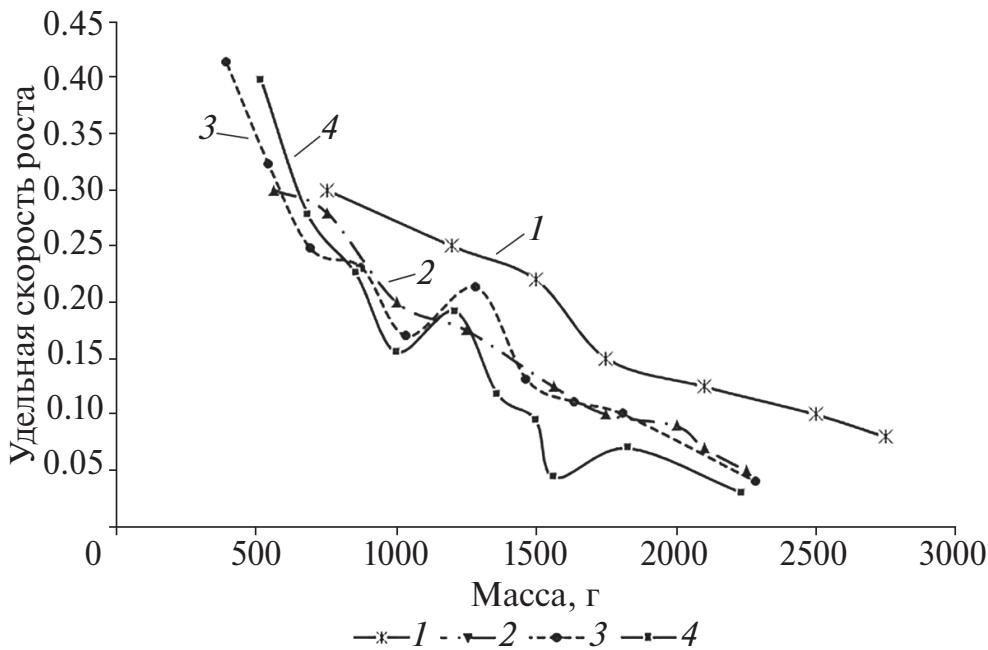


Рис. 3. Удельная скорость массового роста муксунов в зависимости от массы рыб за 1960–1966 (1), 1980–1989 (2), 2000–2009 (3) и 2010–2020 годы (4).

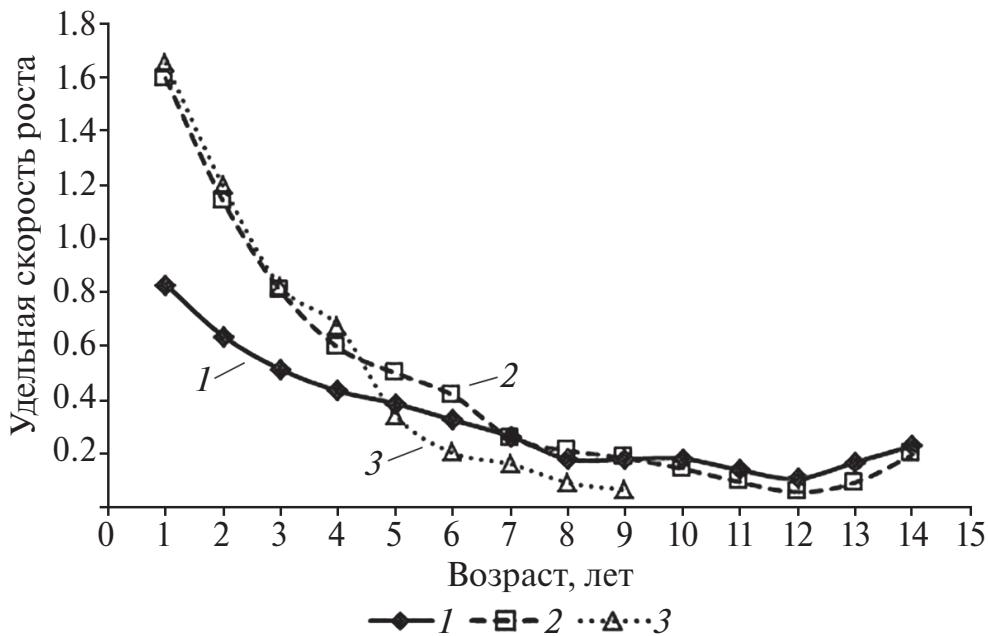


Рис. 4. Удельная скорость массового роста муксунов разных генераций за 1990–1995 (1), 2000–2005 (2), 2010–2015 годы (3).

муксунов в первые годы жизни возрос, а в старших возрастах снизился.

В многолетнем аспекте изменилась массовая и возрастная структура популяции муксунов (табл. 3, 4). Если раньше в нерестовом стаде доминировали особи 9+ – 11+, то в настоящее время – 7+ – 8+. В целом возрастная структура сократилась на пять групп, при этом абсолютное число рыб в пробе в возрасте 6+ – 8+ не возросло.

Таким образом, результаты свидетельствуют не только об уменьшении средней массы муксунов, но и об упрощении возрастной структуры его популяций. Сравнительно высокий темп роста муксунов отмечали лишь до середины 1970-х годов (табл. 3). Хотя анализ многолетних данных (2002–2019 гг.) по изменению удельной скорости роста свидетельствует, что и в настоящее время в популяции муксунов могут появиться рыбы с высокой

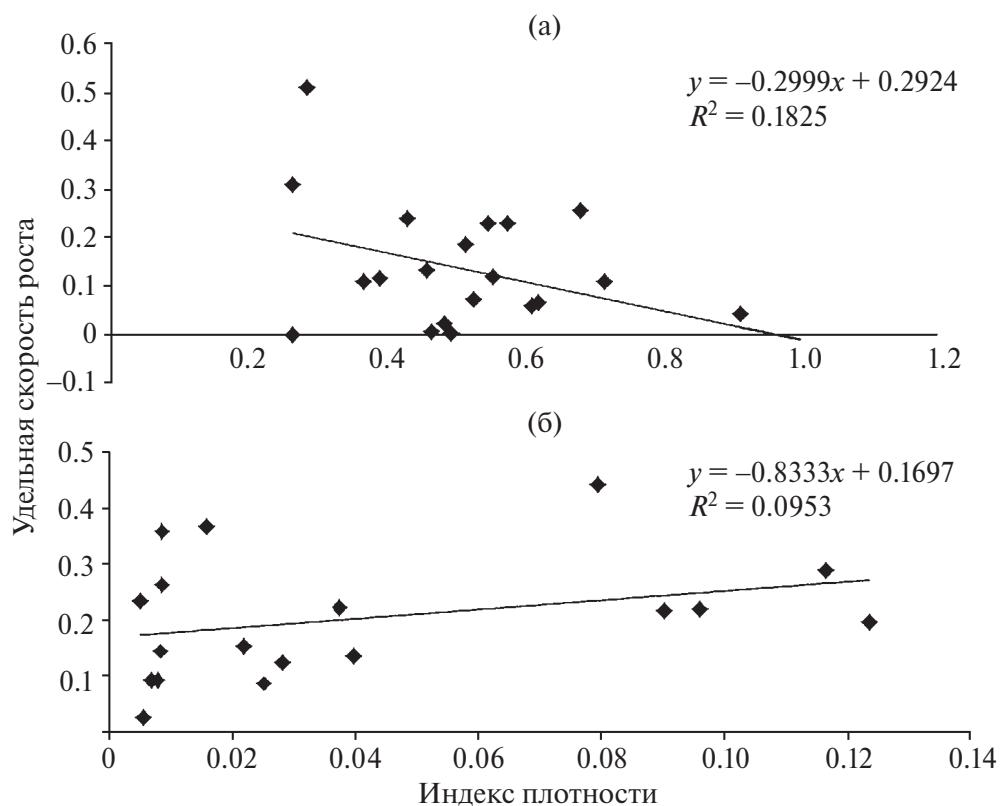


Рис. 5. Удельная скорость массового роста особей муксунна возраста 9 лет в зависимости от индекса плотности популяции за 1972–1988 и 1993–1996 годы (а); 2002–2019 годы (б).

Таблица 3. Средняя масса (г) муксунна в промысловых уловах бассейна р. Оби за разные периоды времени (фоновые данные Госрыбцентра)

Период	Возраст									
	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1958–1960	796.5	1127.3	1395.0	1610.3	1822.7	2002.3	2277.3	—	—	—
1961–1965	1224.4	1403.8	1530.0	1729.8	1920.2	2087.8	2309.0	2561.5	—	—
1966–1970	1105.0	1416.7	1708.0	1921.7	2046.3	2212.7	2388.0	2686.0	—	—
1971–1975	675.0	982.0	1283.3	1573.5	1789.8	1954.0	2197.0	2508.3	—	—
1976–1980	610.5	966.6	1136.4	1281.0	1505.8	1693.8	1845.0	1958.0	2040.5	2373.8
1981–1985	783.8	998.8	1125.2	1222.0	1311.6	1370.4	1493.4	1671.4	1804.8	2023.6
1986–1989	734.0	1178.0	1198.3	1256.3	1350.8	1474.0	1531.0	1654.8	1736.3	—
1993–1995	979.3	1114.3	1167.7	1318.0	1581.7	1765.7	1910.0	2021.7	2175.0	2205.5
1996–2000	—	1027.4	1229.0	1420.6	1626.4	1768.0	1978.2	2091.0	2146.4	2540.5
2001–2005	1054.8	1151.0	1257.8	1408.2	1625.2	1745.7	1897.0	2122.5	2388.7	—
2006–2010	1140.0	1276.8	1402.6	1504.0	1694.6	1847.8	2103.0	2103.0	2335.0	—
2011–2015	962.9	1226.8	1416.0	1538.4	1712.4	1827.3	1989.3	2124.0	2371.5	—
2016–2020	756.4	819.6	1067.2	1181.4	1144.6	1397.5	—	—	—	—

Примечание. “—” – данные отсутствуют.

скоростью роста, численность таких рыб остается низкой (рис. 5).

Сравнение темпов роста у отдельных особей муксунна, имеющих близкую начальную скорость роста из генераций многоводных (1999, 2007 гг.)

и маловодных (2003 и 2011 гг.) лет (рис. 6), не позволяет говорить об их существенном различии. Можно отметить лишь некоторое снижение удельной скорости роста рыб в первый год жизни у генераций маловодных лет, в целом же общий ход кривых на графиках сходен.

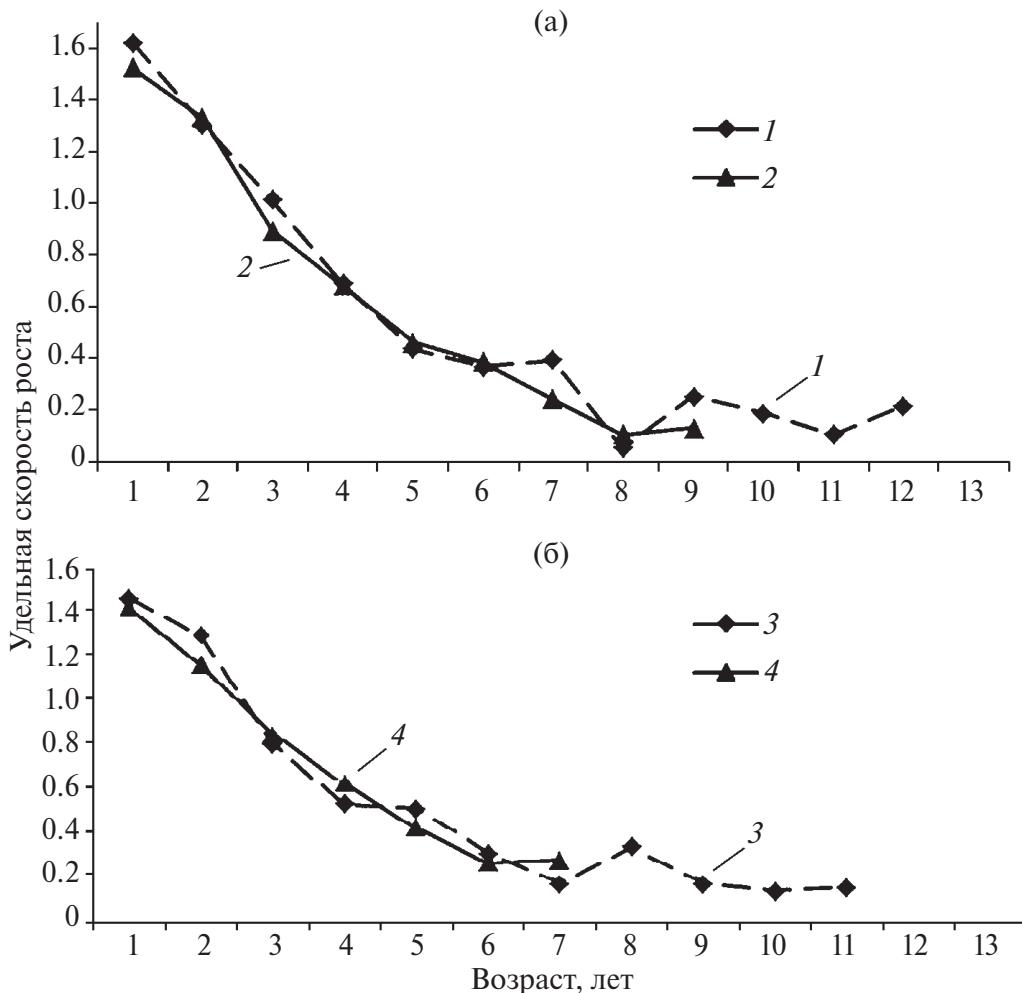


Рис. 6. Удельная скорость массового роста отдельных особей муксун с близким начальным темпом роста в многоводные (а) и маловодные годы (б). 1 – 1999, 2 – 2007; 3 – 2003, 4 – 2011 г.

Сокращение численности муксун сопровождается увеличением уловов ерша (*Gymnocephalus cernuus* L.) и карповых рыб, таких как язь (*Leuciscus idus* L.), плотва (*Rutilus rutilus* Pallas), елец (*Leuciscus leuciscus baicalensis* Dybowsky) и лещ (*Abramis brama* L.), объединенных на рис. 7 в одну группу.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Наблюдаемое снижение темпа роста у полновозрелого муксунна отмечали задолго до начала 2000-х годов (Кочетков и др., 2016). Первоначально этот факт связывали с возрастающим загрязнением Обского бассейна (Князев, Крохалевский, 1995). Однако в современный период уровень загрязнения р. Оби существенно снизился (Уварова, 1989; Князева, 2016), поэтому очевидно современные изменения в росте обусловлены иными причинами.

Наиболее высокий темп роста у муксунна был в 1960-х годах, когда в Обской губе работала база

морского лова и численность многих популяций сигов была сильно сокращена. Высокий темп роста рыб в этот период мог быть обусловлен разреженной численностью популяций. Кроме того, в этот период численность карповых видов рыб не была столь высокой (рис. 7). В 1970-х и 1980-х годах, когда действовали многие ограничения рыболовства и численность сиговых возросла, как следствие, снизился темп их роста. Таким образом, в 1960–1980-х годах существовала естественная регуляционная связь между ростом и плотностью популяции, что доказано снижением темпа роста с увеличением численности рыбы (рис. 5а). Данная связь перестала прослеживаться, начиная с 2000-х годов, когда оба показателя стали снижаться (рис. 5б). Происходящие изменения свидетельствуют о наличии некоторого фактора или совокупности факторов, оказывающих достаточно сильное воздействие на популяцию. В качестве таких возможных значимых отрицательных факторов могут быть: увеличение межвидовой конкуренции; сокращение периода нагула

Таблица 4. Соотношение возрастных групп муксунна (%) в период его нерестовой миграции (р. Обь, Ханты-Мансийский р-н)

Год	Возраст										<i>n</i>
	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	13+	14+	15+	
1949	—	—	—	3.5	18.6	53.4	18.1	5.7	0.7	—	4266
1951	—	—	10.7	28.0	38.5	16.2	5.1	1.0	0.1	0.4	701
1953	0.4	1.1	4.6	12.1	20.0	25.7	24.0	10.2	1.9	—	698
1955	1.8	6.6	13.8	26.5	22.0	13.4	7.4	5.9	2.2	0.4	486
1957	0.8	9.9	26.4	29.5	23.3	7.4	1.9	0.8	—	—	485
2019	5.6	37.8	30.0	23.3	3.3	—	—	—	—	—	90
2020	8.4	19.1	24.5	31.3	12.3	4.5	—	—	—	—	89

Примечание. *n* – число обследованных особей, экз.; “—” – данные отсутствуют; за 2019, 2020 гг. приведены данные авторов; остальные годы – по: (Москаленко, 1958).

муксунна в пойменных водоемах; высокая интенсивность селективного промысла.

Первые два фактора в значительной мере связаны с происходящими климатическими изменениями. С потеплением климата улучшились условия роста и воспроизводства различных представителей бореально-равнинного комплекса, что существенно изменило соотношение видов в северных районах Обского бассейна (Матковский, 2018; 2019в). Особенno возросла численность карповых (рис. 7), причем, даже ранее отсутствовавших видов (лещ). Поскольку муксун эврифаг, всех мирных рыб, обитающих в том же ареале, можно отнести к разряду его потенциальных конкурентов за кормовую базу. Наряду с карповыми, таковым может быть и ерш, достаточно массовый вид, потребляющий как зоопланктон, так и зообентос (Брусынина, 1970; Кияшко и др., 2016; Степанова, 2017). Ерш широко распространен во всей пресноводной части Обской губы, единственные участки, где его численность относительно невысокая, – северная часть губы, а также пойменные водоемы.

Карповые и окуневые виды в условиях потепления и снижения численности сиговых получают определенные преимущества в воспроизводстве и использовании кормовой базы водоемов и водотоков (Решетников, 1986; Новоселов, 2006; Болотова, 2018; Герасимов и др., 2018). Преимущество имеют виды, которые быстрее наращивают численность или у которых выше разность между рождаемостью и смертностью (Гиляров, 1990). Именно поэтому в северной части Обского бассейна наблюдается возросшая экспансия видов бореально-равнинного комплекса.

Тем не менее, наиболее выраженное увеличение численности карповых началось с 2005 г., то есть, когда процесс сокращения темпа роста у муксунна уже фиксировали (рис. 4). Поэтому увеличение конкурирующих видов могло служить лишь дополнительным отрицательным фактором.

Несомненно, потепление климата по-разному влияет на рост холоднолюбивой ихтиофауны. С одной стороны, увеличивается конкуренция с другими видами и сокращается период нагула в районе Кутопьюганских салм Обской губы (Дрягин, 1948) и в пойменных сорах при повышении температуры воды >20°C (Князев, Набоков, 1988). С другой стороны, потепление климата в арктической зоне должно положительно сказываться на кормовой базе и скорости обменных процессов в организме рыбы (Карамушко, 2020), а, следовательно, вести к возрастанию темпа роста. Поскольку эти два фактора в определенной степени нивелируют друг друга, можно предположить, что основная причина снижения темпа роста – многолетний высокоселективный промысел плавными сетями (Чупретов, Замятин, 1990). Обычно подобное воздействие называют эволюцией рыб, индуцированной промыслом (Law, Grey, 1989; Jennings et al., 1999; Hutchings, 2000; Heino, Godø, 2002; Dunlop et al., 2009; Мина, 2015). Ранее уже отмечали отрицательное влияние высокоселективного промысла на структуру популяций длинноцикловых видов рыб (Борисов, 1973; Dieckmann, Heino, 2007).

О высокой интенсивности плавного промысла свидетельствуют результаты мечения рыбы. Установлено, что эффективность одного плава достаточно низкая, и высокий уровень изъятия достигается использованием большого числа сетей (Полымский, 1986). Коэффициент уловистости плавной сети в отношении муксунна в среднем составляет 0.18 (Матковский, Филатов, 2003); для ряда других видов его значения варьируют в пределах 0.10–0.16 (Яржомбек, Бредихина, 2009). Интенсивность вылова муксунна такова, что половой зрелости и нерестилищ достигает весьма ограниченное число особей (Матковский, 2019а). Вместе с тем, при интенсивном неселективном промысле за счет разрежения популяции темп роста у рыб возрастает (Plaza et al., 2018), при этом увеличивается обеспеченность пищей.

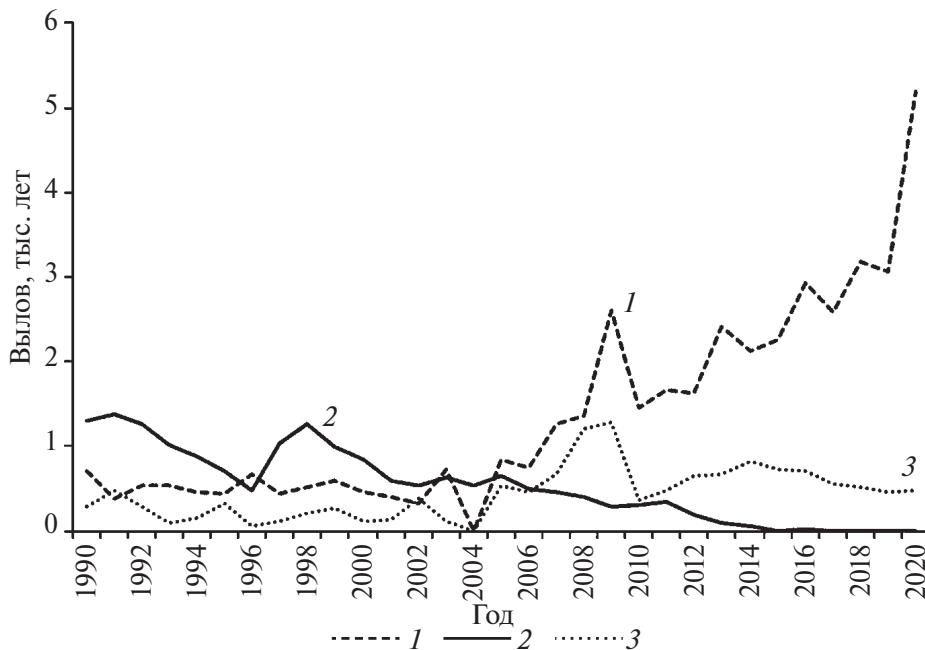


Рис. 7. Вылов муксунов, ерши и карповых видов рыб в водных объектах ЯНАО согласно ежегодной отчетности предприятий. 1 – карповые, 2 – муксун, 3 – ерш.

Таким образом, плотностная регуляция также служит одним из определяющих факторов роста (Никольский, 1965; Grant, Imre, 2005; Кузнецова, Бондаренко, 2007; Craig et al., 2007; Lobon-Cervia, 2007; Vincenzi et al., 2007; Котенев и др., 2009; Золотов, Дубинина, 2012; Gobin et al., 2016; Matte et al., 2020; Дьяков, 2021). При разрежении численности оказывается положительное влияние не только на рост, но и на выживаемость особей. Более высокая выживаемость генераций связана с лучшей обеспеченностью пищей и молоди, и производителей (Белянина, Макарова, 1965; Владимиров и др., 1965; Решетников, 1966, 1967; Решетников и др., 1971; Шатуновский, 1980).

У муксунов в связи с устойчивым снижением численности более высокой выживаемости потомства не прослеживается, как и не отмечен эффект так называемого компенсационного роста (Мина, Клевезаль, 1976; Trippel, 1995; Dieckmann, Heino, 2007; Кочетков и др., 2016). Все это предположительно связано с многолетним селективным воздействием промысла, когда на протяжении многих поколений из нерестового стада постоянно изымали самых быстрорастущих и, возможно, сильных особей. Итогом такого избирательного воздействия служат тугорослость с возрастом достижения половой зрелости, отсутствие в нерестовом стаде крупных и повторно нерестующих особей (Матковский, 2010).

Хотя скорость роста в первые годы жизни возрастает, тем не менее, ухудшение условий нагула, по-видимому, не способствует более раннему наступлению половой зрелости муксунов. Известно,

что созревание особей в большей степени определяется не возрастом и размерами, а предшествующей скоростью соматического роста и наступлением перехода от интенсивного белкового обмена к жировому (Строганов, 1962; Шатуновский, 1980; Швыдкий, 2000; Подушко, Шебанин, 2001; Morita, Fukuwaka, 2006; Dieckmann, Heino, 2007; Михеев, 2009; Чепуркина, 2011). Исходя из этого, напрашивается вывод, что необходимо накопления энергетических веществ для созревания гонад и совершения протяженной нерестовой миграции у молодых особей муксунов в возрасте 5 лет не происходит. Действительно, с уменьшением численности и средних размеров рыб снижается и способность особей достигать удаленных нерестилищ (Пирожников, 1949). Протяженность нерестовой миграции у муксунов в р. Оби – >2.5 тыс. км, и первыми к нерестилищам всегда поднимались наиболее крупные и сильные особи, хотя и мелкий муксун способен достигать наиболее верхних нерестилищ (Волгин, 1953).

В современный период снижение плотности популяции муксунов не гарантирует, что его особи с достижением половой зрелости будут расти быстрее (рис. 5б). Поскольку на рост муксунов оказывают влияние многие факторы (Матковский, Красноперова, 2022), которые в отдельных случаях по силе не уступают плотностной регуляции роста, то по этой причине в разные годы в диапазоне значений низкой плотности популяции наблюдается существенная вариабельность скорости роста. Аналогичную особенность ранее

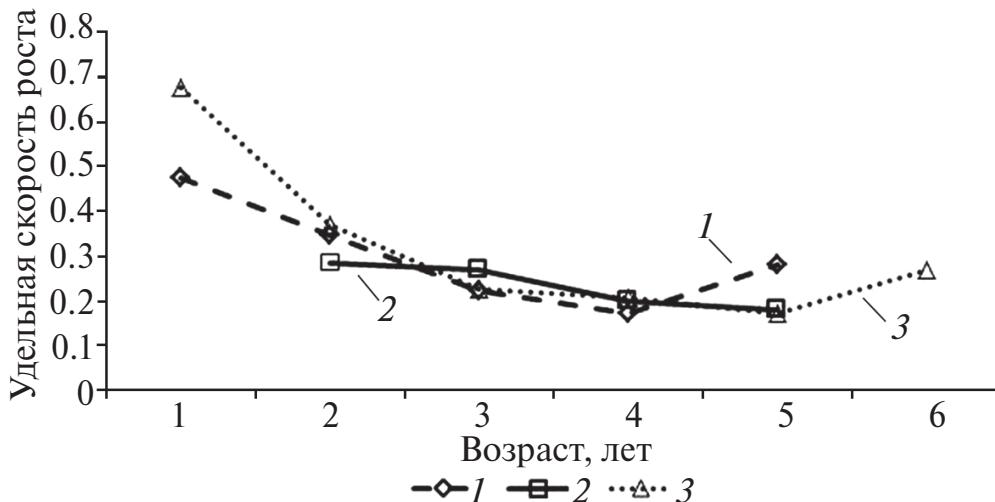


Рис. 8. Удельная скорость массового роста ряпушки Обской губы за 1991–2000 (1), 2001–2010 (2), 2011–2020 годы (3).

уже прослеживали на примере корюшки *Osmerus eperlanus dentex* Steindachner (Подушко, 1970), ручьевой форели *Salmo trutta* L. (Lobon-Cervia, 2007), желтоперой камбалы *Limanda aspera* Pallas (Дьяков, 2021). Можно предположить, что у муксуги данный факт связан с двумя обстоятельствами. С одной стороны, со снижением плотности улучшаются условия обитания рыб. С другой стороны, оказывается селективное воздействие промысла, своеобразный многолетний искусственный отбор (Diaz Pauli, Heino, 2014; Мина, 2015) в сторону гетерозиготности (Алтухов, 1994). Причем, из-за совокупного влияния на рост многих факторов сложно выделить степень воздействия каждого из них (Дгебуадзе, 2001; Conover, Munch, 2002). Тем не менее, попытаемся разделить степень влияния факторов, связанных с потеплением климата и с селективностью промысла. Такая возможность существует, поскольку первые носят глобальный характер, а вторые – локальный. Кроме того, задача несколько упрощается поскольку, как отмечали, усиление межвидовой конкуренции произошло после начала снижения темпа роста муксуги, хотя численность конкурирующих видов имеет положительную динамику (рис. 7).

Из всех сиговых Обского бассейна наименьшее селективное воздействие испытывает ряпушка, поскольку этот вид не добывают плавными сетями. Поэтому аналогично муксугу рассмотрим многолетние изменения в удельной скорости роста и проанализируем наличие связи роста с плотностью популяции. Результаты свидетельствуют, что за последние 30 лет темп роста ряпушки в Обской губе не претерпел существенных изменений (рис. 8). Более того, у этого вида сохраняются естественные изменения в росте в зависимости от плотности популяции (рис. 9).

Влияние селективного рыболовства на рост обского муксуги подтверждают данные и по ленскому и енисейскому муксугу, популяции которых в меньшей степени испытывают такое воздействие (рис. 10). Промысел муксуги в этих бассейнах в основном ведется ставными сетями в губах и дельтах рек, кроме того, нерестовые миграции здесь гораздо менее протяженные, чем на р. Оби (Подлесный, 1958; Дормидонтов, 1963; Кириллов и др., 2019).

Таким образом, приоритетным фактором, оказывающим отрицательное влияние на изменение темпа роста муксуги, является многолетний высокоселективный промысел плавными сетями. Вследствие такого воздействия снижаются производственные и репродуктивные показатели популяции, сокращается ее возрастная структура, в нерестовых стадах преобладают впервые созревающие рыбы (табл. 4).

Поскольку численность популяции сокращается, несмотря на применяемые охранные меры, а часть фенотипической изменчивости обуславливается изменением генетической структуры (Мина, Клевезаль, 1976; Алтухов, 1994; Law, 2000; Stokes, Law, 2000; Conover, Munch, 2002), то можно предположить, что генетическое разнообразие сужается (Poulsen et al., 2006; Marty et al., 2015). Однако все это требует проведения специальных исследований.

Подобная выраженная тугорослость в результате интенсивного и длительного высокоселективного промысла отмечена единично. Своеобразным исключением служат экспериментальные работы (Conover, Munch, 2002; Walsh et al., 2006) и результаты моделирования (Bromaghin et al., 2011; Mollet et al., 2016), показывающие существенное снижение темпа роста. Снижение темпа роста проявляется даже при неинтенсивном, но длительном воздействии (Coltman, 2008).

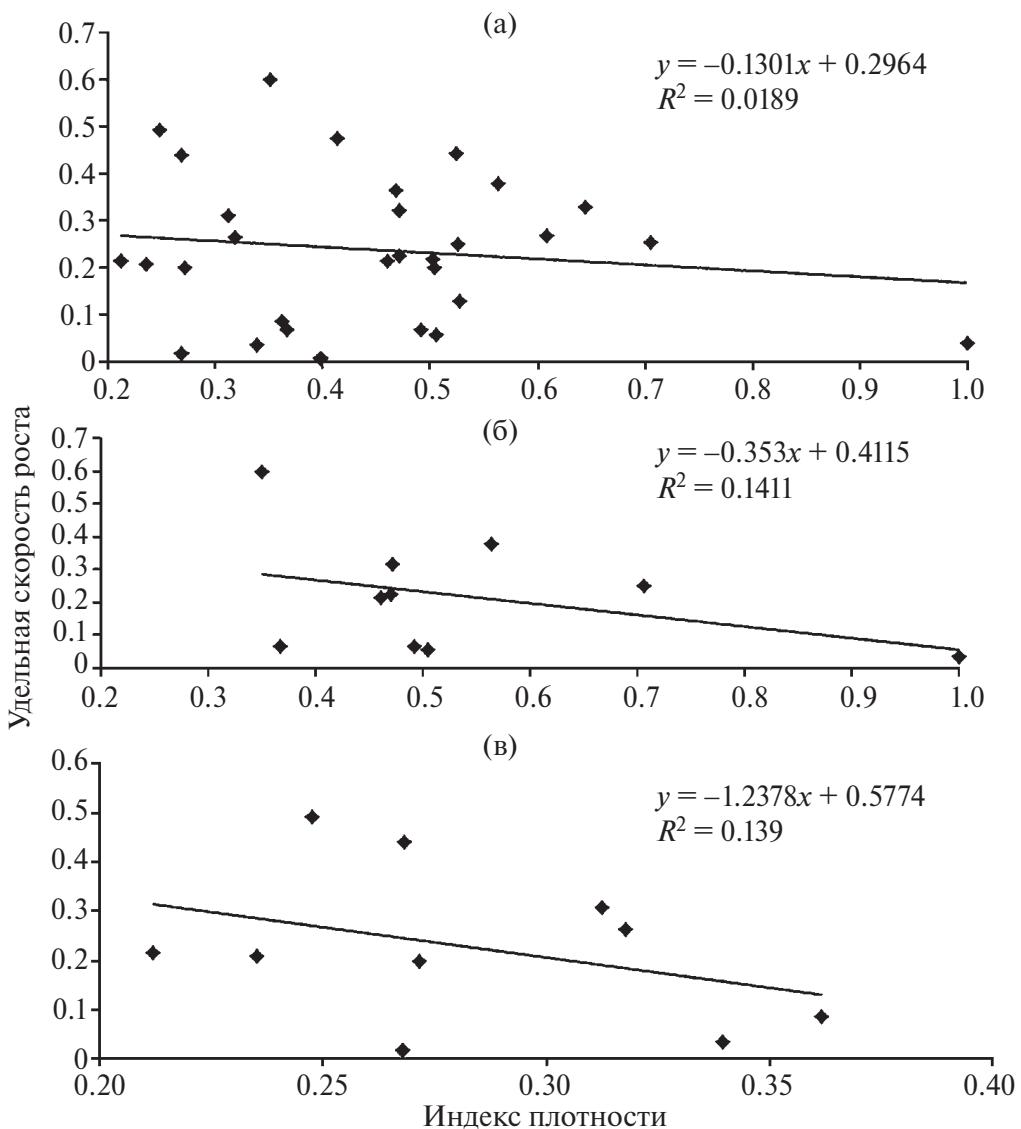


Рис. 9. Удельная скорость массового роста особей ряпушки возраста 3 лет в зависимости от индекса плотности популяции за 1991–2020 (а); 1991–2000 (б); 2011–2020 годы (в).

Обычно при высоком селективном воздействии происходит ускорение темпа роста в первые годы жизни (Hilborn, 2006; Hutchings, Fraser, 2008), что стимулирует более раннее наступление половой зрелости и последующее снижение темпа роста (Rijnsdorp, 1993; Алтухов, 1994; Trippel, 1995; Rochet, 1998; Grift et al., 2003; Olsen et al., 2004; Лукин и др., 2006; Шуст, Козлов, 2006; Зубова и др., 2015; Heino et al., 2015). Аналогичная ситуация наблюдается и у обского муксунна, различие лишь в отсутствии выраженного раннего наступления половой зрелости, что связано с ухудшением условий нагула рыбы. В итоге уровень естественного воспроизводства постепенно

снижается. Подобные популяции характеризуются низкой способностью к восстановлению (Walsh et al., 2006; Diaz Pauli, Heino, 2014). Существует мнение (Hutchings, Fraser, 2008; Marty et al., 2015), что вероятность возвращения признаков в исходное состояние низкая, поэтому справедливо считается, что подобные популяции не способны выдерживать высокointенсивный промысел (Dunlop et al., 2015).

Обсуждаемые фенотипические и структурные изменения в популяции муксунна произошли в результате 60-летнего селективного промысла. Отметим, что плавной промысел на р. Оби ведется с конца XIX в. (Варпаховский, 1896), однако

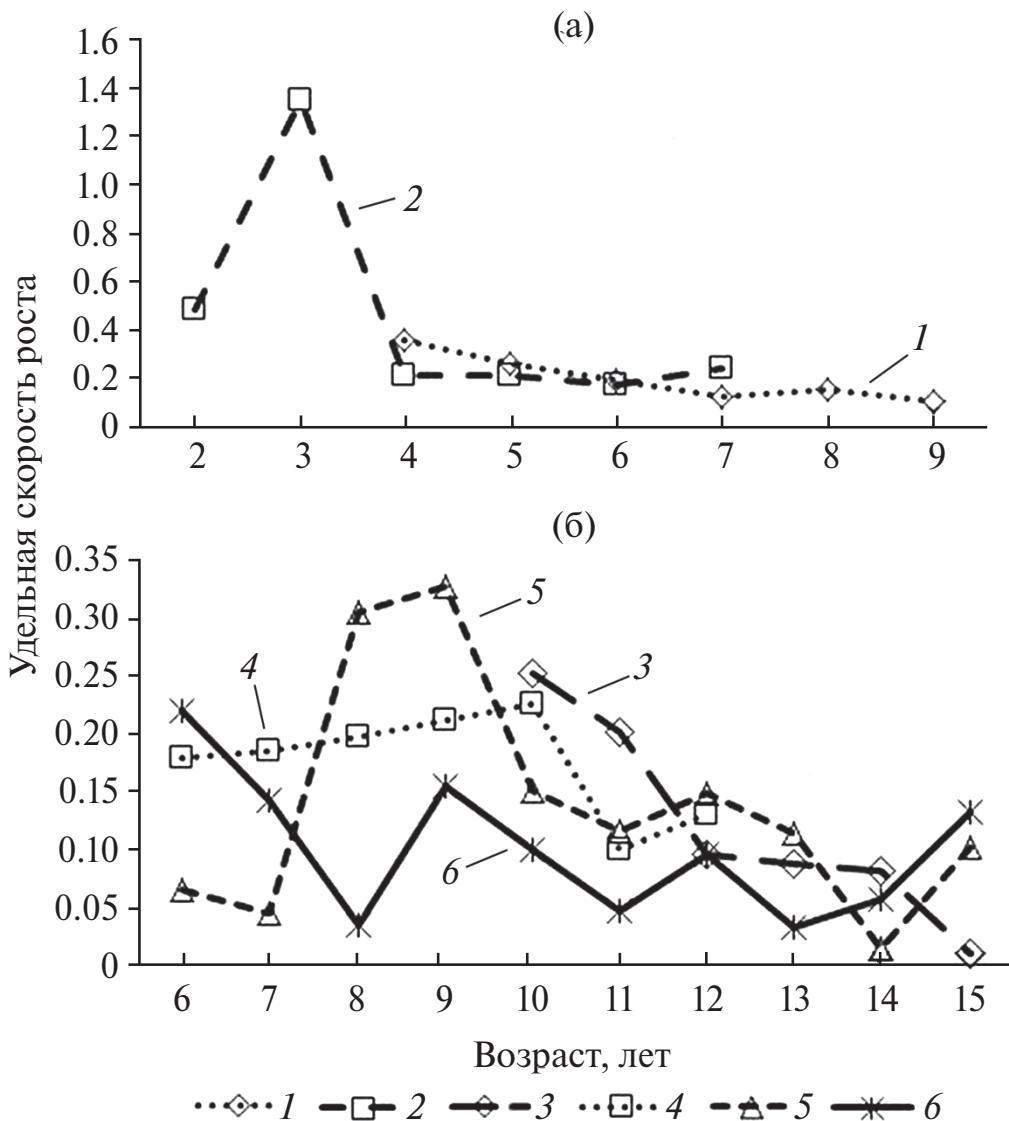


Рис. 10. Удельная скорость массового роста муксунна за разные годы в реках Енисее (а) и Лене (б) за 1944–1949 (1), 2022–2023 (2), 1925 (3), 1963 (4), 1998 (5) и 2016 годы (6).

наиболее интенсивно его стали применять только в 1960-х годах, до 1950-х преобладал неводной лов муксунна (Борисов, 1923; Ковалева, 1949). Поскольку тугорослость и омоложение нерестового стада муксунна имеют искусственную природу, можно предположить, что при прекращении интенсивного высокоселективного воздействия размерно-возрастная структура нерестового стада будет возвращаться в естественное для этого вида состояние.

Отмеченные негативные последствия для популяции муксунна могут быть устранены только путем реализации всего комплекса охранных и восстановительных мер (Матковский 2010, 2019а) при обязательном запрете высокоселективного рыболовства (Law, Grey, 1989; Алтухов, 1994; Law, 2007). Наибольший вред плавной промысел

наносит в период нерестовых миграций сигов. Прилавливаемые сиги, как правило, погибают. Восстановление популяции муксунна может занять многие десятилетия (Law, Grey, 1989; Hutchings, 2005; Shelton et al., 2006; Coltman, 2008; Enberg et al., 2009; Conover et al., 2009; Матковский, 2021). При этом спрогнозировать период восстановления в условиях изменившейся экосистемы сложно (Hocevar, Kuparinen, 2021). Начальный важный шаг – восстановление структуры популяции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В многолетнем аспекте на протяжении 2000–2020 годов на фоне сокращения численности популяции прослеживается тенденция уменьшения

средних размеров и темпа роста у особей обского муксунна. В современных условиях низкая плотность популяции не оказывает положительного влияния на темп роста половозрелого муксунна. Изменения в росте связаны с многолетним высокоселективным промыслом плавными сетями. Отрицательно влияет на рост муксунна и потепление климата посредством увеличения численности конкурирующих видов и сокращения периода нагула в пойменной системе и дельте р. Оби. Увеличение темпа роста фиксируется только в первые 4–5 лет жизни муксунна. При этом более раннее наступление половой зрелости в силу ухудшения условий нагула не происходит: в возрасте 6 лет созревают лишь единичные особи (Матковский, 2023).

Несмотря на многолетний период плавного промысла, муксун не адаптировался к оказываемому воздействию. Численность вида продолжает снижаться, сокращается размерно-возрастная структура, уменьшаются средние размеры и количество крупных быстрорастущих рыб в нерестовом стаде. В целом изменения идут в сторону тугорослости и к дальнейшему снижению репродуктивных и производственных показателей, поэтому без запрета плавного промысла восстановить структуру популяции не представляется возможным.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность А.А. Захаренко и А.В. Шерышовой, сотрудникам Обь-Тазовского отдела за предоставленный материал по нерестовому стаду муксунна 2019–2020 гг. и сотрудникам Госрыбцентра С.И. Степанову и П.Ю. Савчуку за материалы по ряпушке Обской губы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтухов Ю.П.* 1994. Генетические последствия селективного рыболовства // Генетика. Т. 30. № 1. С. 5.
- Белянина Т.Н., Макарова Н.П.* 1965. Некоторые закономерности распределения жира в организме рыб в связи с созреванием // Теоретические основы рыбоводства. М.: Изд-во “Наука”. С. 42.
- Болотова Н.Л.* 2018. Особенности антропогенных сукцессий разнотипных озерных экосистем // Тез. докл. междунар. конф. “Пресноводные экосистемы – современные вызовы” (10–14 сентября 2018 г.). Иркутск. С. 114.
- Борисов В.М.* 1973. Селекционное влияние промысла на структуру популяций длинноцикловых рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 18. Вып. 6(113). С. 1010.
- Борисов П.Г.* 1923. Обь-Иртышский водоем (промыслово-биологический очерк) // Рыб. хоз-во. Кн. IV. М.: Научрыббюро. С. 166.
- Борисов П.Г.* 1928. Рыбы реки Лены // Тр. комиссии по изучению Якутской автономной советской социалистической республики. Ленинград. Т. 9.
- Брусынина И.Н.* 1970. К изучению пищевых отношений рыб Обской губы / Биология и продуктивность водных организмов // Тр. Ин-та экологии растений и животных АН СССР Уральский филиал. Свердловск. С. 8.
- Бурмистров Е.В., Кириллов А.Ф.* 2018. Состояние нерестового стада полупроходного муксунна *Coregonus muksun* реки Лена // Генезис научных воззрений в контексте парадигмы устойчивого развития: Сб. науч. статей по итогам междунар. науч.-практ. конф. (30–31 марта 2018 г.). Санкт-Петербург: Изд-во “КультИнформПресс”. С. 133.
- Варнаховский Н.А.* 1896. Рыбный промысел в бассейне реки Оби. Тобольск: Типография Епархиального братства.
- Владимиров В.И., Семенов К.И., Жукинский В.Н.* 1965. Качество родителей и жизнестойкость потомства на ранних этапах жизни у некоторых видов рыб // Теоретические основы рыбоводства. М.: Изд-во “Наука”. С. 19.
- Волгин М.В.* 1953. Наблюдения за производителями муксунна и сырка на Средней и Верхней Оби // Развитие рыбной промышленности Западной Сибири и проблемы гидробиологии. Третья науч. конф. Томск. гос. ун-та им. В.В. Куябышева. Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та. Т. 125. С. 69.
- Герасимов Ю.В., Крылов А.В., Айрапетян А.О. и др.* 2018. Трансформация экосистемы крупного горного озера (Севан, Армения) при разной степени антропогенной нагрузки // Тез. докл. Междунар. конф. “Пресноводные экосистемы – современные вызовы” (10–14 сентября 2018 г.). Иркутск. С. 154.
- Гиляров А.М.* 1990. Популяционная экология М.: Изд-во Мос. ун-та.
- Дгебуадзе Ю.Ю.* 2001. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука.
- Дормидонтов А.С.* 1963. Запасы и промысел муксунна в р. Лене // Проблемы охраны природы Якутии // Докл. Второго республиканского совещ. по охране природы Якутии. Якутск: Якутск. книж. изд-во. С. 61.
- Дрягин П.А.* 1948. Промысловые рыбы Обь-Иртышского бассейна // Изв. ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Т. 25. Вып. 2. С. 3.
- Дьяков Ю.П.* 2021. О внутривидовой конкуренции желтоперой камбалы *Limanda aspera* (Pallas, 1814) (Pleuronectidae) восточной части Охотского моря // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. № 61. С. 18.
<https://doi.org/10.15853/2072-8212.2021.61.18-45>
- Золотов А.О., Дубинина А.Ю.* 2012. Линейный рост северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxystra* Orr et Matarese (2000) в прикамчатских водах // Изв. ТИНРО (Тихоокеанского

- научно-исследовательского рыбохозяйственного центра). Т. 171. С. 97.
- Зубова Е.М., Каулин Н.А., Терентьев П.М.** 2015. Линейный рост малотычинкового сига *Coregonus lavaretus lavaretus* (L) (Coregonidae) Бабинской Имандры (оз. Имандра) // Биология внутр. вод. № 1. С. 81. <https://doi.org/10.7868/S0320965215010155>
- Карамушко Л.И.** 2020. Биоэнергетика и рост морских видов рыб Арктики. Апатиты: Изд-во ФИЦ Кольск. науч. центра РАН.
- Кириллов Ф.Н.** 1972. Рыбы Якутии. М.: Изд-во "Наука".
- Кириллов А.Ф.** 2002. Промысловые рыбы Якутии. М.: Науч. мир.
- Кириллов А.Ф., Бурмистров Е.В., Свешников Ю.А.** 2019. Зимний промысел рыб семейства Coregonidae в устьевой области дельты р. Лена (бассейн моря Лаптевых) // Тр. ВНИРО. Т. 175. С. 153.
- Кияшко В.И., Попова О.А., Решетников Ю.С.** 2016. Питание и трофические связи ерша // Обыкновенный ерш *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758). Систематика, морфология, образ жизни и роль ерша в экосистемах. М.: Тов-во науч. изданий. С. 92.
- Князев И.В., Крохалевский В.Р.** 1995. Ретроспективный анализ изменения темпа роста промысловых рыб Обь-Иртышского бассейна // Сб. науч. тр. ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Вып. 327. С. 79.
- Князев И.В., Набоков Н.А.** 1988. О продукции сиговых рыб в пойменной системе Нижней Оби // Пути повышения продуктивности и рационального использования рыбных ресурсов внутренних водоемов: Тез. докл. обл. науч.-практ. конф. (19–20 декабря 1988 г.). Тюмень. С. 11.
- Князева Н.С.** 2016. Оценка уровня нефтяного загрязнения водоемов обского бассейна // Вестн. рыбохоз. науки. Т. 3. № 3(11). С. 55.
- Ковалева М.П.** 1949. Техника рыболовства Обь-Иртышского бассейна // Изв. Всесоюз. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Т. 29. С. 177.
- Котенев Б.Н., Кузнецова Е.Н., Бондаренко М.В.** 2009. Исследование возрастного состава и роста трески *Gadus morhua morhua* Баренцева моря в связи с оценкой состояния ее запасов // Вопр. ихтиологии Т. 49. № 1. С. 52.
- Кочетков П.А., Коновалова Т.А., Янкова Н.В., Тунев В.Е.** 2016. Популяционные показатели муксuna (*Coregonus muksun* Pallas, 1814) реки Оби под воздействием промысла // Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб. Тез. девятого междунар. науч.-произв. совещ. (Тюмень, 1–2 декабря 2016 г.). Тюмень: ФГБНУ "Госрыбцентр". С. 55.
- Кузнецова Е.Н., Бондаренко М.В.** 2007. Долговременные изменения возрастного состава и темпа роста трески Баренцева моря // Рыбн. хоз-во. № 5. С. 66.
- Лукин А.А., Шарова Ю.Н., Прищепа Б.Ф.** 2006. Влияние промысла на состояние популяций сига *Coregonus lavaretus* в озере Имандра // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 3. С. 370.
- Матковский А.К.** 2001. Алгоритмы метода "восстановленного запаса рыб" для изучения изменения промыслового запаса и прогнозирования общедопустимых уловов (ОДУ) на примере обского чира (*Coregonus nasus*) // Биология, биотехника разведения и промышленного выращивания сиговых рыб: Матер. шестого Всерос. науч.-произв. совещ. Тюмень. С. 95.
- Матковский А.К.** 2006. Основные закономерности динамики численности муксuna *Coregonus muksun* р. Обь // Вопр. рыболовства. Т. 7. № 3(27). С. 505.
- Матковский А.К.** 2010. Деградационные процессы в популяции муксuna реки Оби и необходимые меры по восстановлению его численности // Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых: Матер. седьмого междунар. науч.-произв. совещ. (Тюмень, 16–18 февраля 2010 г.). Тюмень: Госрыбцентр. С. 176.
- Матковский А.К.** 2018. Результаты антропогенного воздействия на ихтиофауну Обь-Иртышского бассейна // Человек и север. Антропология, археология, экология: Матер. Всерос. науч. конф. (г. Тюмень, 2–6 апреля 2018 г.). Тюмень: ФИЦ Тюмен. науч. центр СО РАН. С. 539.
- Матковский А.К.** 2019а. Причины сокращения запасов полупроходных сиговых рыб Обь-Иртышского бассейна // Вестн. рыбозн. науки. Т. 6. № 1(21). С. 27.
- Матковский А.К.** 2019б. Ограничения и возможности использования вероятностной когортной модели для определения численности рыб // Вопр. рыболовства. Т. 20. № 2. С. 253.
- Матковский А.К.** 2019в. Происходящие изменения в ихтиоценозах Обь-Иртышского рыбознавственного района под влиянием антропогенных факторов и глобального потепления климата // Проблемы обеспечения экологической безопасности и устойчивое развитие арктических территорий: Матер. Всерос. конф. с междунар. участием. II Юдахинские чтения (24–28 июня 2019 г., Архангельск). Архангельск. С. 488.
- Матковский А.К.** 2021. Определение эффективности работ по искусственному воспроизводству пеляди *Coregonus peled* в Обь-Иртышском бассейне // Рыбн. хоз-во. № 4. С. 53. <https://doi.org/10.37663/0131-6184-2021-4-53-60>
- Матковский А.К.** 2023. Изучение естественной смертности у муксuna и пеляди р. Обь путем построения зависимостей убыли численности генераций // Биология внутр. вод. № 3. С. 407. <https://doi.org/10.31857/S0320965223030154>
- Матковский А.К., Красноперова Т.А.** 2022. Рост муксuna *Coregonus muksun* в различных условиях водности р. Обь // Биология внутр. вод. № 3. С. 278. <https://doi.org/10.31857/S0320965222030147>
- Матковский А.К., Филатов А.Ю.** 2003. Коэффициенты уловистости плавных сетей, применяемых в Обском бассейне при промысле муксuna //

- Инновации в науке и образовании – 2003: Междунар. науч. конф., посвящ. 90-летию высш. рыб.-хоз. образования в России (13–15 окт. 2003 г., Калининград). Калининград: Калининград. гос.-техн. ун-т. С. 35.
- Мина М.В.** 2015. Эволюционные аспекты рыбохозяйственных исследований // Тр. ВНИРО. Т. 156. С. 106.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А.** 1976. Рост животных. М.: Наука.
- Михеев В.П.** 2009. Осетровые рыбы могут стать основными объектами индустриального рыбоводства во внутренних водоемах России // Рыбн. хоз-во. № 1. С. 56.
- Москаленко Б.К.** 1958. Биологические основы эксплуатации и воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна // Тр. Обь-Тазовского отделения ВНИОРХ. Нов. серия. Тюмень: Тюмен. книж. изд-во. Т. 1.
- Никольский Г.В.** 1965. Теория динамики стада рыб. М.: Изд-во “Наука”.
- Новоселов А.П.** 2006. Результаты воздействия нефтяного загрязнения на сиговых рыб Печорского бассейна // Актуальные задачи защиты водных биологических ресурсов от негативного воздействия работ по освоению нефтегазовых месторождений. М.: ФГУ “МИК”. С. 198.
- Пирожников П.Л.** 1949. Полупроходные рыбы и речной сток // Изв. ТИНРО. Владивосток. Т. 29. С. 79.
- Подлесный А.В.** 1958. Рыбы Енисея, условия их обитания и использование // Изв. ВНИОРХ. М.: Пищепромиздат. Т. 44. С. 97.
- Подушка С.Б., Шебанин В.М.** 2001. Некоторые особенности развития стерляди (*Acipenser ruthenicus*) и русского осетра (*Acipenser gueldenstaedti*) в условиях рыбоводного хозяйства // Бюл. Самарская Лука. № 11. С. 291.
- Подушки Ю.Н.** 1970. Связь биологических показателей и динамики численности азиатской корюшки *Ostmerus eperlanus dentex* Steindachner, размножающейся в р. Амур // Вопр. ихтиологии. Т. 10. Вып. 5(64). С. 797.
- Полымский В.Н.** 1986. Естественная и промысловая смертность полупроходных сиговых рыб Обского бассейна в период анадромной миграции // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 243. С. 30.
- Решетников Ю.С.** 1966. Особенности роста и созревания сигов в водоемах Севера // Закономерности динамики численности рыб Белого моря и его бассейна. М.: Изд-во “Наука”. С. 93.
- Решетников Ю.С.** 1967. Периодичность размножения у сигов // Вопр. ихтиологии. Т. 7. Вып. 6(47). С. 1019.
- Решетников Ю.С.** 1986. Синэкологический подход в динамике численности рыб // Динамика численности промысловых рыб. М.: Наука. С. 22.
- Решетников Ю.С., Белянина Т.Н., Паранюшкина Л.П.** 1971. Характер жиронакопления и созревание сигов // Закономерности роста и созревания рыб. М.: Изд-во “Наука”. С. 60.
- Степанова В.Б.** 2017. Питание рыб в Обской губе Карского моря в подледный период // Вестн. рыбозн. науки. Т. 4. № 4(16). С. 94.
- Строганов Н.С.** 1962. Экологическая физиология рыб. М.: Изд-во МГУ. Т. 1.
- Тюрин П.В.** 1927. О зависимости между длиной рыбы и ее весом // Тр. Сибирской ихтиол. лаб. Т. 2. Вып. 3. С. 3.
- Уварова В.И.** 1989. Современное состояние уровня загрязнения воды и грунтов некоторых водоемов Обь-Иртышского бассейна // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 305. С. 23.
- Усачев В.Ф., Прокачева В.Г., Бурда Н.Ю.** 2001. Характеристика затопления поймы Оби (на участке от с. Молчаново до устья). Справочное пособие (дополненное и уточненное). СПб.: ГГИ.
- Чепуркина М.А.** 2011. Особенности роста и развития Сибирского осетра из маточного стада, формируемого при использовании термальных подземных вод // Рыбоводство и рыбное хозяйство. № 5–6. С. 25.
- Чугунова Н.И.** 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР.
- Чупретов В.М., Замятин В.А.** 1990. К оценке запасов муксуна в Оби // Ресурсы животного мира Сибири. Рыбы / Сб. науч. тр. Сибирского отделения АН СССР. Новосибирск: “Наука”. Сиб. отд. С. 36.
- Шатуновский М.И.** 1980. Экологические закономерности обмена веществ у морских рыб. М.: Наука.
- Швыдкий Г.В.** 2000. Динамика физиологических показателей кеты *Oncorhynchus keta* в процессе генеративного роста // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 3. С. 418.
- Шмальгаузен И.И.** 1935. Определение основных понятий и методика исследования роста // Рост животных. М.: Биомедгиз. С. 8.
- Шуст К.В., Козлов А.Н.** 2006. Изменения размерного состава уловов патагонского клыкача *Dissostichus eleginoides* в результате многолетнего ярусного промысла в районе острова Южная Георгия и скал Шаг // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 6. С. 791.
- Яржомбек А.А., Бредихина О.В.** 2009. Основы промысловой ихтиологии. М.: Колос.
- Bromaghin J.F., Nielson R.M., Hard J.J.** 2011. A model of chinook salmon population dynamics incorporating size-selective exploitation and inheritance of polygenic correlated traits // Nat. Res. Model. V. 24(1). P. 1. <https://doi.org/10.1111/j.1939-7445.2010.00077.x>
- Coltman D.W.** 2008. Evolutionary rebound from selective harvesting // Trends in Ecol. and Evol. V. 23. № 3. P. 117. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.12.002>
- Conover D.O., Munch S.B.** 2002. Sustaining fisheries yields over evolutionary time scales // Science. V. 297(5578). P. 94. <https://doi.org/10.1126/science.1074085>

- Conover D.O., Munch S.B., Arnott S.A.* 2009. Reversal of evolutionary downsizing caused by selective harvest of large fish // Proc. R. Soc. B. V. 276. P. 2015. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0003>
- Craig J.K., Rice J.A., Nadeau D.A.* 2007. Density-dependent growth and mortality in an estuary-dependent fish: an experimental approach with juvenile spot *Leiostomus xanthurus* // Mar. Ecol. Progress Ser. V. 343. P. 251. <https://doi.org/10.3354/meps06864>
- Diaz Pauli B., Heino M.* 2014. What can selection experiments teach us about fisheries-induced evolution? // Biol. J. Linnean Soc. V. 111(3). P. 485. <https://doi.org/10.1111/bij.12241>
- Dieckmann U., Heino M.* 2007. Probabilistic Maturation Reaction Norms: Their History, Strengths, and Limitations // IIASA Interim Report. <https://pure.iiasa.ac.at/8448/Interim>.
- Dunlop E.S., Enberg K., Jørgensen C., Heino M.* 2009. Toward Darwinian fisheries management // Evol. Appl. P. 245. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2009.00087.x>
- Dunlop E.S., Eikeset A.M., Stenseth N.C.* 2015. From genes to populations: how fisheries-induced evolution alters stock productivity // Ecol. Appl. V. 25 (7). P. 1860. <https://doi.org/10.1890/14-1862.1>
- Enberg K., Jørgensen C., Dunlop E. et al.* 2009. Implications of fisheries-induced evolution for stock rebuilding and recovery // Evol. Appl. V. 2(3). P. 394. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2009.00077.x>
- Gobin J., Lester N.P., Fox M.G., Dunlop E.S.* 2016. Effects of changes in density-dependent growth and recruitment on sustainable harvest of lake whitefish // J. Great Lakes Res. V. 42(4). P. 871. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2016.05.003>
- Grant J.W.A., Imre I.* 2005. Patterns of density-dependent growth in juvenile stream-dwelling salmonids // J. Fish Biol. V. 67. P. 100. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00916.x>
- Grift R.E., Rijnsdorp A.D., Barot S. et al.* 2003. Fisheries-induced trends in reaction norms for maturation in North Sea plaice // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 257. P. 247. <https://doi.org/10.3354/meps257247>
- Heino M., Godø O.R.* 2002. Fisheries-induced selection pressures in the context of sustainable fisheries // Bull. Mar. Sci. V. 70. P. 639.
- Heino M., Pauli B.D., Dieckmann U.* 2015. Fisheries-induced evolution // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. V. 46. P. 461. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054339>
- Hilborn R.* 2006. Faith-based fisheries // Fisheries. V. 31. P. 554.
- Hocevar S., Kuparinen A.* 2021. Marine food web perspective to fisheries-induced evolution // Evolutionary Applications. V. 14(10). P. 2378. <https://doi.org/10.1111/eva.13259>
- Hutchings J.A.* 2000. Numerical assessment in the front seat, ecology and evolution in the back seat: time to change drivers in fisheries and aquatic sciences? // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 208. P. 299.
- Hutchings J.A.* 2005. Life history consequences of overexploitation to population recovery in Northwest Atlantic cod (*Gadus morhua*) // Can. J. Fish Aquat. Sci. V. 62. P. 824. <https://doi.org/10.1139/f05-081>
- Hutchings J.A., Fraser D.J.* 2008. The nature of fisheries- and farming-induced evolution // Molecular Ecol. V. 17. P. 294. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03485.x>
- Jennings S., Greenstreet S.P.R., Reynolds J.D.* 1999. Structural change in an exploited fish community: a consequence of differential fishing effects on species with contrasting life-histories // J. Anim. Ecol. V. 68. P. 617.
- Law R.* 2000. Fishing, selection, and phenotypic evolution // ICES J. Mar. Sci. V. 57. P. 659. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0731>
- Law R.* 2007. Fisheries-induced evolution: present status and future directions // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 335. P. 271. <https://doi.org/10.3354/meps335271>
- Law R., Grey D.R.* 1989. Evolution of yields from populations with age-specific cropping // Evol. Ecol. V. 3. P. 343. <https://doi.org/10.1007/BF02285264>
- Lobon-Cervia J.* 2007. Density-dependent growth in stream-living brown trout *Salmo trutta* L. // Funct. Ecol. V. 21(1). P. 117. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01204.x>
- Marty L., Dieckmann U., Ernande B.* 2015. Fisheries-induced neutral and adaptive evolution in exploited fish populations and consequences for their adaptive potential // Evol. Appl. V. 8(1). P. 47. <https://doi.org/10.1111/eva.12220>
- Matte J.M., Fraser D.J., Grant J.W.A.* 2020. Density-dependent growth and survival in salmonids: Quantifying biological mechanisms and methodological biases // Fish and Fisheries. V. 21(3). P. 588. <https://doi.org/10.1111/faf.12448>
- Mollet F.M., Poos J.J., Dieckmann U., Rijnsdorp A.D.* 2016. Evolutionary impact assessment of the North Sea plaice fishery // Can. J. Fish Aquat. Sci. V. 73. P. 1. <https://dx.doi.org/10.1139/cjfas-2014-0568>
- Morita K., Fukuwaka M.-A.* 2006. Does size matter most? The effect of growth history on probabilistic reaction norm for salmon maturation // Evolution. V. 60. P. 1516. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2006.tb01230.x>
- Olsen E.M., Heino M., Lilly G.R. et al.* 2004. Maturation trends indicative of rapid evolution preceded the collapse of northern cod // Nature. V. 428. P. 932. <https://doi.org/10.1038/nature02430>
- Plaza G., Cerna F., Landaeta M.F. et al.* 2018. Daily growth patterns and age-at-recruitment of the anchoveta *Engraulis ringens* as indicated by a multi-annual analysis of otolith microstructure across development stages // J. Fish Biol. V. 93. № 2. P. 370. <https://doi.org/10.1111/jfb.13773>
- Poulsen N.A., Nielsen E.E., Schierup M.H. et al.* 2006. Long-term stability and effective population size in

- North Sea and Baltic Sea cod (*Gadus morhua*) // Mol. Ecol. V. 15. P. 321.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02777.x>
- Rijnsdorp A.D.* 1993. Fisheries as a large-scale experiment on life history evolution – disentangling phenotypic and genetic effects in changes in maturation and reproduction of North Sea plaice *Pleuronectes platessa* L. // *Oecologia*. V. 96. P. 391.
<https://doi.org/10.1007/BF00317510>
- Rochet M.J.* 1998. Short-term effects of fishing on life history traits of fishes // *ICES Journal of Marine Science*. V. 55. P. 371.
- Shelton P.A., Sinclair A.F., Chouinard G.A. et al.* 2006. Fishing under low productivity conditions is further delaying recovery of Northwest Atlantic cod (*Gadus morhua*) // *Can. J. Fish Aquat. Sci.* V. 63. P. 235.
<https://doi.org/10.1139/F05-253>
- Stokes T.K., Law R.* 2000. Fishing as an evolutionary force // *Marine Ecology Progress Series*. V. 208. P. 307.
- Trippel E.A.* 1995. Age at maturity as a stress indicator in fisheries // *Bioscience*. V. 45. P. 759.
<https://doi.org/10.2307/1312628>
- Vincenzi S., Crivelli A.J., Jesensek D. et al.* 2007. Density-dependent individual growth of marble trout (*Salmo marmoratus*) in the Soca and Idrija river basins, Slovenia // *Hydrobiologia*. V. 583. P. 57.
<https://doi.org/10.1007/s10750-006-0470-z>
- Walsh M.R., Munch S.B., Chiba S., Conover D.O.* 2006. Maladaptive changes in multiple traits caused by fishing: impediments to population recovery // *Ecol. Letters*. V. 9. P. 142.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00858.x>

Long-Term Changes in the Growth of Muksun *Coregonus muksun* in the Ob River

A. K. Matkovsky^{1, *}, T. A. Krasnoperova¹

¹Tyumen Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (“Gosrybcenter”), Tyumen, Russia
 *e-mail: Matkovskiy@gosrc.ru

In the long-term aspect (from 2000 to 2020 years), there is a decrease in the growth rate of individuals of the muksun of the Ob River. These changes occur against the background of population decline, are unnatural and associated with long-term highly selective fishing and climate warming. As a result of climate warming, the feeding conditions of the muksun have worsened, as well as competition from other more thermophilic species has increased. Prolonged intensive and highly selective fishing is the main negative factor that has led to a change in the population size/age structure. In general, the changes are in the direction of stunting, and a further decrease in reproductive capacities of muksun specimens and productivity indicators of its population.

Keywords: muksun, growth rate, fishery selectivity, climate warming, population density